

DOI:10.12403/j.1001-1498.20230108

星斗山天然次生林优势种的生态位和种间联结动态

何江^{1,3}, 徐来仙^{1*}, 艾训儒²

(1. 中国林业科学研究院林业科技信息研究所 北京 100091; 2. 湖北民族大学林学院园艺学院, 湖北恩施 445000; 3. 广西大学林学院, 广西 南宁 530004)

摘要: [目的] 常绿落叶阔叶混交林是我国特有的天然林类型, 作为亚热带山地的主要植被类型。探讨典型亚热带常绿落叶阔叶混交林优势种的生态位和种间联结动态变化, 阐明短期群落发展中优势种的适应能力、种间关系和变化规律, 为亚热带地区生物资源保护、恢复和森林管理提供理论依据。[方法] 本研究以湖北星斗山国家级自然保护区天然次生林为研究对象, 结合 2013 年和 2018 年的两次固定样地 (48 个) 调查监测数据, 对比分析重要值排名前 10 名的优势种 (重要值大于 2%) 的生态位宽度、生态位重叠指数、方差比率法、 χ^2 检验、联结系数、Jaccard 指数和 Spearman 秩相关系数的动态变化。[结果] (1) 2013 年和 2018 年物种组成变化较小, 物种株数、科属种数减少; 重要值排名前 10 名的优势种仅 1 名物种发生变动。(2) 两次调查结果的生态位重叠指数均以 0.2~0.5 之间为主, 种对数随群落发展而增加, 大部分物种对生境需求具有一定相似性、互补性。随着群落发展, 多数优势种的生态位重叠程度逐渐降低、生态位宽度逐渐变窄、利用资源能力逐渐减弱。(3) 5 年间, 重要值排序与生态位宽度排序并不完全相同, 群落资源未被完全充分利用。水榆花楸和翅柃一直占据优势地位, 与其他优势种的生态位重叠指数呈现稳定或增加趋势。(4) 两次调查中优势种的总体联结性均为显著正关联, χ^2 检验、联结系数、Jaccard 指数和 Spearman 秩相关系数的结果基本一致: 正关联种对数大于负关联种对数, 极显著或显著正关联种对数比极显著或显著负关联种对数多, 不显著关联种对数也占有重要比例。随着群落发展, 总体联结性的显著正关联逐渐增强, 正相关对数和正负比值逐渐增加, 负相关对数逐渐减少。[结论] 湖北星斗山国家级自然保护区天然次生林处于自然演替的早期至中期阶段, 种间联结松散、不紧密, 水榆花楸和翅柃竞争力强, 长蕊杜鹃、多脉青冈和包果柯常绿树种对环境资源利用能力不断提高。

关键词: 常绿落叶阔叶混交林; 星斗山国家级自然保护区; 鄂西南; 重要值; 生态位; 种间联结性; 次生林; 动态

中图分类号: Q948; S719; S759.99

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2024)01-0171-12

生态位和种间联结是生态学的一个重要研究领域^[1-2]。生态位指物种对环境资源利用能力及物种之间的相互作用^[3], 对维持物种稳定共存和促进群落演替具有重要作用^[4-5]。种间联结作为反映物种空间分布的主要指标, 不仅能体现物种间的竞争、共存、独立等依赖关系^[6-7], 还能揭示群落结构、

演替和发展动态^[8]。优势种对群落结构与环境的形成具有明显控制作用, 它们通常个体数量多、生活能力较强和生物量高^[9]。对比研究群落不同时期内优势种生态位和种间联结的动态变化, 有助于深入了解群落组成、结构、功能以及主要物种间相互作用的变化^[7,10], 揭示群落稳定性、动态规律与演替

收稿日期: 2023-03-16 修回日期: 2023-05-18

基金项目: 中国环境科学研究院生物多样性调查评估项目 (2019HJ2096001006)。

* 通讯作者: 徐来仙, 在读博士生, 主要从事森林可持续管理研究; E-mail: 2660185541@qq.com

趋势^[11-12], 并侧面反映群落对气候变化的响应^[13]。目前国内外学者对优势种生态位和种间联结的探讨主要基于静态尺度, 忽略动态尺度; 现有动态研究极少, 且仅局限于珍稀物种群落^[14]、藤本植物^[15]和喀斯特次生林^[10], 缺乏常绿落叶阔叶混交林的相关动态研究。

常绿落叶阔叶混交林是我国特有的天然林类型, 也是亚热带山地森林的主体^[11-16]。星斗山国家级自然保护区保存较完整的常绿落叶阔叶混交的天然次生林^[16-17], 物种丰富、群落结构复杂, 且积极调节区域小气候和维持生物多样性水平。目前星斗山国家级自然保护区的研究主要涉及植物功能性状^[17]、植物区系^[18]、群落结构和物种多样性等^[16], 缺少优势种生态位和种间联结动态报道。鉴于此, 本研究基于湖北星斗山国家级自然保护区固定监测样地的两次调查数据, 分析重要值超过 2% 且排名前 10 名物种的生态位和种间关系的动态变化, 揭示常绿落叶阔叶混交的天然林次生林优势种对环境的适应状况、种间关系及变化规律, 以期为亚热带天然次生林的生物多样性保护、森林可持续经营和管理提供参考。

1 研究区域概况

研究区为星斗山国家级自然保护区, 位于鄂西南利川市、恩施市、咸丰县 3 地交汇处, 保护区总面积 68 339 hm², 由东部星斗山 (29°57' ~ 30°10' N, 108°57' ~ 109°27' E) 和西部小河

(30°04' ~ 30°14' N, 108°31' ~ 108°48' E) 组成。地势呈现中部高四周低, 海拔为 815.0 ~ 1 751.2 m, 土壤为黄壤 (800 m 以下)、黄棕壤 (800 ~ 1 500 m 之间) 和棕壤 (1 500 m 以上)。星斗山属于亚热带山地季风湿润性气候, 以冬温夏热和降水丰沛为特点, 年均气温 12.7 °C, 最高温和最低温分别为 35.4 °C 和 -5.4 °C, 年均降水量 1 287.11 mm, 年日照时间 1 298.9 h, 无霜期 255 d, 年蒸发量 1 109.2 mm。亚热带常绿落叶阔叶混交林作为典型植被类型^[16]。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

2013 年夏季, 在星斗山国家级自然保护区核心区常绿落叶阔叶混交的天然次生林典型分布地段 (三县场附近), 建立 48 个永久固定监测样地 (20 m × 20 m)。样地分布位置如图 1 所示。样地设置严格遵守热带森林科学中心 (Center of Tropical Forest Sciences, CTFS) 的样地建立标准和调查技术规范^[19]。样地信息包括经纬度、坡度、坡向、坡位和海拔 (见表 1), 物种调查指标包括胸径 (diameter at breast height, DBH) ≥ 1 cm 木本植物的物种名、DBH、树高、相对坐标, 并在 DBH 为 1.3 m 处用红色油漆标记与挂牌; 共调查到 55 科 117 属 212 种、18 259 株, 平均胸径 4.64 cm, 平均树高 5.99 m。2018 年夏季, 首轮复查样地; 依据 2013 年调查挂牌和树木

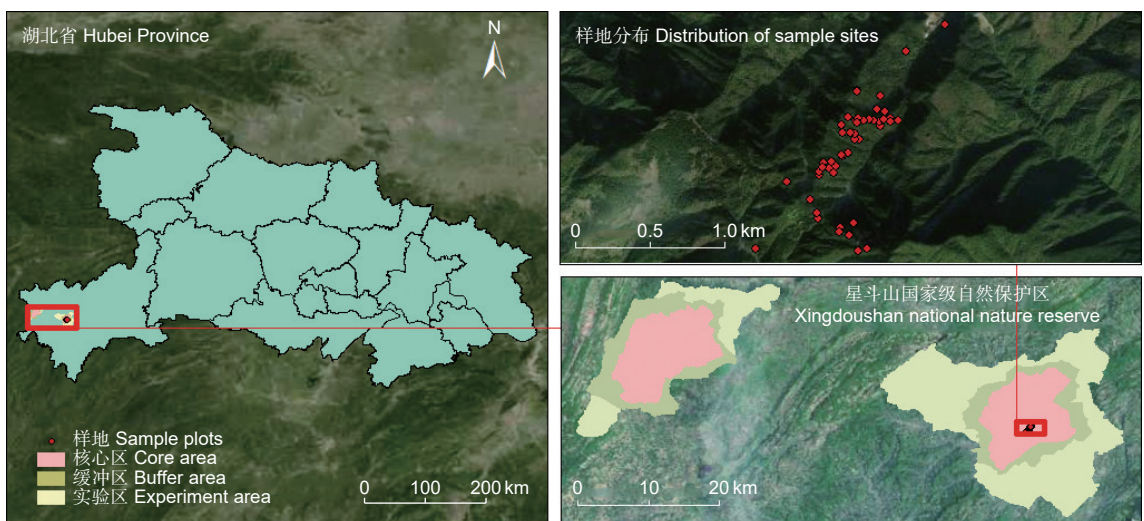


图 1 样地分布位置

Fig. 1 Distribution position of sample plots

坐标, 重新测量每株木本植物的 *DBH*、树高及生长状况 (枯立、断头、倒伏、死亡等); 同时, 对新增的 $DBH \geq 1 \text{ cm}$ 木本植物进行标记挂牌 (1 486

株), 记录其 *DBH*、树高、相对坐标和生长状况; 总调查到 54 科 110 属 200 种、16 279 株, 平均胸径 5.37 cm, 平均树高 7.72 m。

表 1 样地基本信息

Table 1 Basic information of sample plots

样地号 Plot number	海拔/m Altitude	坡向 Slope aspect	坡度/(°) Slope	坡位 Slope position	样地号 Plot number	海拔/m Altitude	坡向 Slope aspect	坡度/(°) Slope	坡位 Slope position
1	1 396	东南	20.00	上部	25	1 629	西北	35.10	上部
2	1 456	东北	30.00	山脊	26	1 642	西北	34.61	上部
3	1 401	东南	20.00	中上部	27	1 672	西南	33.47	中部
4	1 363	西北	33.39	中下部	28	1 408	东	29.55	中上部
5	1 396	东南	18.03	上部	29	1 438	东	13.83	中上部
6	1 399	东南	19.83	上部	30	1 333	东北	31.04	下部
7	1 416	东南	15.71	上部	31	1 342	东北	28.36	下部
8	1 424	东南	22.05	山脊	32	1 362	东	24.65	中部
9	1 434	东南	25.27	山脊	33	1 364	东	21.84	中部
10	1 441	东	13.53	上部	34	1 370	东北	28.34	中部
11	1 453	东	14.85	上部	35	1 387	东北	19.14	中部
12	1 465	东	24.74	山脊	36	1 405	东北	26.36	中上部
13	1 447	东	19.97	上部	37	1 414	东北	22.33	中上部
14	1 437	东	24.43	上部	38	1 435	东北	24.32	上部
15	1 474	东	30.72	山脊	39	1 248	东南	28.35	下部
16	1 480	东	20.82	山脊	40	1 333	东北	30.57	中部
17	1 479	东	25.74	山脊	41	1 344	东北	38.87	中下部
18	1 500	东北	30.7	上部	42	1 336	东	26.36	中下部
19	1 537	东北	21.3	上部	43	1 401	东北	13.23	山脊
20	1 545	东北	31.34	上部	44	1 402	东北	21.96	山脊
21	1 555	北	38.12	山脊	45	1 432	东北	17.55	山脊
22	1 560	北	33.10	上部	46	1 434	北	24.37	山脊
23	1 570	东北	24.63	山脊	47	1 416	东	22.29	山脊
24	1 570	东	37.23	山脊	48	1 230	西北	15.00	下部

2.2 重要值计算

物种重要值反映物种对资源利用和适应能力^[11], 公式如下^[20]:

$$I_V = \frac{(R_a + R_f + R_d)}{3}$$

式中, I_V 为某个物种重要值, R_a 为相对密度, R_f 为相对频度, R_d 为相对显著度。

2.3 生态位特征

(1) 生态位宽度^[21]:

$$B_i = \frac{1}{r \sum_{j=1}^r \left(\frac{n_{ij}}{N_i}\right)^2}$$

式中, B_i 为物种 i 的生态位宽度, 阈值为 $[0, \log r]$; r 为资源等级数 (用样方总数代替, 每个样

地视为 1 个资源位); n_{ij} 为物种 i 在资源位 j 上的优势度 (用物种重要值代替); N_i 为物种 i 在所有资源位中重要值的总和。

(2) 生态位重叠指数^[22]:

$$O_{ih} = \frac{\sum_{j=1}^r \left(\frac{n_{ij}}{N_i} \frac{n_{hj}}{N_h}\right)}{\sqrt{\left(\sum_{j=1}^r \left(\frac{n_{ij}}{N_i}\right)^2\right) \left(\sum_{j=1}^r \left(\frac{n_{hj}}{N_h}\right)^2\right)}}$$

式中, O_{ih} 表示物种 i 和物种 h 之间的生态重叠指数, 阈值为 $[0, 1]$, 且 $O_{ih} = O_{hi}$; N_i 和 N_h 分别表示物种 i 和物种 h 在所有资源位中重要值的总和; n_{ij} 和 n_{hj} 分别为物种 i 和物种 h 在资源位 j 中的重要值。

2.4 总体联结性检验

采用方差比率法计算全部物种的总体联结

性, W 统计量检测总体关联性是否显著, 具体公式如下^[23]:

$$V_R = \frac{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2}{\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} (1 - \frac{n_i}{N})}$$

$$W = V_R \times N$$

式中, V_R 为全部物种的总体关联系数; N 为总样地数; T_j 为样地 j 中物种数量; t 为样地中物种平均数; S 为总物种数; n_i 为物种 i 存在的样地数。在独立性零假设条件下, V_R 期望值为 1 时原假设成立, 表示所有物种间无关联、相互独立; 当 $V_R > 1$, 所有物种间为正联结; 当 $V_R < 1$ 时, 负联结。 W 为 W 统计量, 若 $\chi^2_{0.95(N)} < W < \chi^2_{0.05(N)}$, 表示物种间总体关联不显著 ($P > 0.05$), 反之则为显著联结 ($P < 0.05$)^[24]。

2.5 种间联结性分析

(1) χ^2 检验值:

基于重要值排名前十的优势种在样方中是否出现 (0 为未出现, 1 为出现), 构建种对间 2×2 联列表; 求每一种对的 a 、 b 、 c 、 d 值, 其中 a 为 2 物种同时出现的样地数, b 和 c 仅有 1 物种出现的样地数, d 为 2 物种都未出现的样地数。因为取样具有非连续性, 用 Yates 连续校正公式计算 χ^2 检验值^[24]。

$$\chi^2 = \frac{N[|ad - bc| - 0.5N]^2}{(a+b)(b+d)(c+d)(a+c)}$$

式中, χ^2 为 χ^2 检验值; N 为总样地数。 $ad > bc$, 两物种间为正联结; $ad < bc$, 两物种间为负联结; $ad = bc$, 相互独立。若 $\chi^2 > 6.635$ ($P < 0.01$), 两个物种呈现极显著联结; 若 $3.841 \leq \chi^2 \leq 6.635$ ($0.01 \leq P \leq 0.05$), 两物种间显著联结; 若 $\chi^2 < 3.841$ ($P > 0.05$), 种对间无联结。

(2) 联结系数^[25]: 联结系数可补充 χ^2 检验值和反映两物种间的联结程度。

$$\text{若 } ab \geq bc, \text{ 则 } A_C = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)}$$

$$\text{若 } bc \geq ad \text{ 且 } d \geq a, \text{ 则 } A_C = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)}$$

$$\text{若 } bc > ad \text{ 且 } d < a, \text{ 则 } A_C = \frac{ad - bc}{(c+d)(b+d)}$$

式中, A_C 为联结系数, $-1 \leq A_C \leq 1$; A_C 越趋近 1, 两物种间正联结越强; A_C 越趋近 -1, 两物种间负相关越强; $A_C = 0$, 两物种之间无关联。

(3) Jaccard 指数^[26]: Jaccard 指数能较准确判断物种间正联结强度, 避免 d 值和 a 值偏高或偏低造成的偏差。

$$J_A = \frac{a}{(a+b+c)}$$

式中, J_A 为 Jaccard 指数, $0 \leq J_A \leq 1$; J_A 越趋近于 1, 两物种间关联程度越大; J_A 为 0 时, 两物种之间相互独立。

(4) Spearman 秩相关系数^[24]: Spearman 相关性分析适用各种数据, 弥补 χ^2 检验值结果、更敏感反映种间关系。

$$r_s(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N (x_{ij} - x_{kj})^2}{N^3 - N}$$

式中, $r_s(i, k)$ 表示物种 i 和物种 k 在样地 j 中的 Spearman 秩相关系数, 取值范围为 $[-1, 1]$, 正值表示正相关, 负值为负相关; N 为总样地数; x_{ij} 与 x_{kj} 分别为物种 i 和物种 k 在样地 j 中重要值; \bar{x}_i 与 \bar{x}_k 分别为物种 i 和物种 k 在所有样地中的重要值平均值。

采用 R4.1.3 软件的“vegan 包”计算物种重要值, “spaa 包”测定生态位和种间联结指标, “corplot 包”分析相关性。

3 结果与分析

3.1 优势种重要值变化

如表 2 所示, 5 年间物种重要值大于 2% 且排名前 10 名的物种组成差异较小, 仅有 1 个物种发生变化。2013 年有 7 个物种的生活型为乔木, 1 个物种为灌木, 2 个物种为灌木或乔木; 2018 年时乔木、灌木、灌木或乔木 3 种生活型的物种数分别为 5、1、4。亮叶桦 (*Betula luminifera* H. Winkl.) 是 2013 年物种重要值排名第 10 的物种, 而 2018 年并未进入前 10 名; 长蕊杜鹃 (*Rhododendron stamineum* Franch.) 属于 2018 年新增的排名前十物种, 物种重要值为 2.80%。水榆花楸 (*Sorbus alnifolia* (Sieb. et Zucc.) K. Koch) 的物种重要值均最高, 翅椴 (*Eurya alata* Kobuski) 次之。光叶水青冈

(*Fagus lucida* Rehd. et Wils.)、包果柯 (*Lithocarpus cleistocarpus* (Seemen) Rehder et E. H. Wilson)、多脉青冈 (*Cyclobalanopsis multinervis* W. C. Cheng et T. Hong)、鹅耳枥 (*Carpinus turczaninowii* Hance) 和锥栗 (*Castanea henryi* (Skan) Rehd. et Wils.) 的重要值排序波动, 多脉青冈由第 5 名降为第 7 名, 鹅耳枥由第 7 名降为第 9 名, 锥栗由第 9 名降为第

10 名 (减少 5.16%), 光叶水青冈和包果柯排名互换、重要值都减少。齿缘吊钟花 (*Enkianthus serrulatus* (Wils.) Schneid.) 和交让木 (*Daphniphyllum macropodum* Miq.) 重要值排名未变, 分别比 2013 年降低了 13.73%、增长了 1.36%。综上, 本研究选择重要值超过 2% 且排名前 10 名物种进行后续生态位和联结性分析。

表 2 2013—2018 年优势种重要值的变化

Table 2 Changes in importance values of dominant species from 2013 to 2018

2013年			2018年		
种名 Species	种代码 Species code	重要值 Importance value/%	种名 Species	种代码 Species code	重要值 Importance value/%
水榆花楸 (<i>Sorbus alnifolia</i> (Sieb. et Zucc.) K. Koch)	Sa	6.17	水榆花楸 (<i>Sorbus alnifolia</i> (Sieb. et Zucc.) K. Koch)	Sa	5.78
翅柃 (<i>Eurya alata</i> Kobuski)	Ea	5.01	翅柃 (<i>Eurya alata</i> Kobuski)	Ea	5.08
光叶水青冈 (<i>Fagus lucida</i> Rehd. et Wils.)	Fl	3.52	包果柯 (<i>Lithocarpus cleistocarpus</i> (Seemen) Rehder et E. H. Wilson)	Lc	3.35
包果柯 (<i>Lithocarpus cleistocarpus</i> (Seemen) Rehder et E. H. Wilson)	Lc	3.43	光叶水青冈 (<i>Fagus lucida</i> Rehd. et Wils.)	Fl	3.13
多脉青冈 (<i>Cyclobalanopsis multinervis</i> W. C. Cheng et T. Hong)	Cm	3.14	长蕊杜鹃 (<i>Rhododendron stamineum</i> Franch.)	Rs	2.80
齿缘吊钟花 (<i>Enkianthus serrulatus</i> (Wils.) Schneid.)	Es	3.06	齿缘吊钟花 (<i>Enkianthus serrulatus</i> (Wils.) Schneid.)	Es	2.64
鹅耳枥 (<i>Carpinus turczaninowii</i> Hance)	Ct	2.24	多脉青冈 (<i>Cyclobalanopsis multinervis</i> W. C. Cheng et T. Hong)	Cm	2.50
交让木 (<i>Daphniphyllum macropodum</i> Miq.)	Dm	2.20	交让木 (<i>Daphniphyllum macropodum</i> Miq.)	Dm	2.23
锥栗 (<i>Castanea henryi</i> (Skan) Rehd. et Wils.)	Ch	2.13	鹅耳枥 (<i>Carpinus turczaninowii</i> Hance)	Ct	2.07
亮叶桦 (<i>Betula luminifera</i> H. Winkl.)	Bl	2.05	锥栗 (<i>Castanea henryi</i> (Skan) Rehd. et Wils.)	Ch	2.02

3.2 优势种的生态位特征变化

由图 2 可知, 两次调查中翅柃生态位宽度均最高, 2018 年生态位宽度比 2013 年提高 1.21%; 交让木和水榆花楸的生态位宽度位居前四, 皆大于 22, 但生态位宽度随时间变化逐渐变窄。2018 年长蕊杜鹃的生态位宽度上升到 9.33, 多脉青冈和包果柯的生态位宽度分别比 2013 年时增加 23.07%、5.69%。亮叶桦生态位宽度在 2013 年排第二 (26.05), 但 2018 年显著降低。锥栗、鹅耳枥、齿缘吊钟花、光叶水青冈的生态位宽度呈下降趋势, 比 2013 年时减少 4.53%、4.45%、4.61% 和 4.35%。齿缘吊钟花、包果柯、光叶水青冈、长

蕊杜鹃的生态位宽度皆小于 10, 占据较窄生态位。生态位宽度与物种重要值的排序并不完全相同, 两次调查中水榆花楸、翅柃的物种重要性排名前 2, 但翅柃生态位宽度均位居第 1 名, 水榆花楸排名第 4 (2013 年)、第 3 (2018 年); 交让木生态位宽度排名前 3 名、重要值却排第 7 名。2013 年和 2018 年的锥栗物种重要值分别排名第 9 名、第 10 名, 而生态位宽度都位居第 5 名。

优势种对之间的生态位重叠指数存在变化 (见图 3), 平均值由 2013 年的 0.30 减少到 2018 年的 0.29, 群落整体竞争随时间推移而下降。2013 年水榆花楸-亮叶桦的生态位重叠指数最高

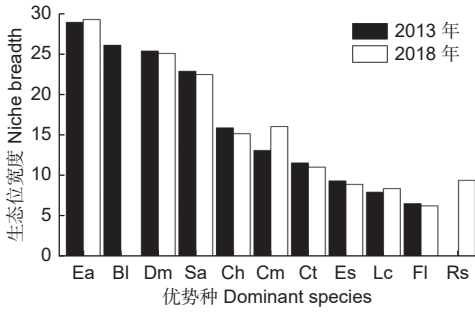


图 2 2013—2018 年优势种的生态位宽度变化

Fig. 2 Variation of niche breath of dominant species from 2013 to 2018

(0.60), 交让木-亮叶桦、交让木-水榆花楸的生态位重叠指数次之(0.54); 而 2018 年交让木-水榆花楸生态位重叠指数最高(0.54), 其次是翅

椋-多脉青冈(0.53)、交让木-翅椋(0.52)。生态位重叠指数大于 0.5 时, 2013 年、2018 年种对数分别为 6 对、3 对。大部分种对数的生态位重叠指数在 0.2 和 0.5 之间, 由 2013 年 26 对增加到 2018 年 30 对, 分别占总对数的 57.78% 和 66.67%。生态重叠指数小于 0.2 时, 2018 年种对数比 2013 年(13 对, 占 28.89%) 减少 1 对。锥栗-光叶水青冈、光叶水青冈-齿缘吊钟花的生态位重叠指数在 2013 年最低(0.05), 但在 2018 年时锥栗-光叶水青冈上升到 0.06、光叶水青冈-齿缘吊钟花未变化。亮叶桦与 6 个优势种(水榆花楸、交让木、锥栗、翅椋、齿缘吊钟花和多脉青冈)的生态位重叠指数较高, 竞争较激烈; 长蕊杜鹃与其他物种的生态位重叠指数未超过 0.5。

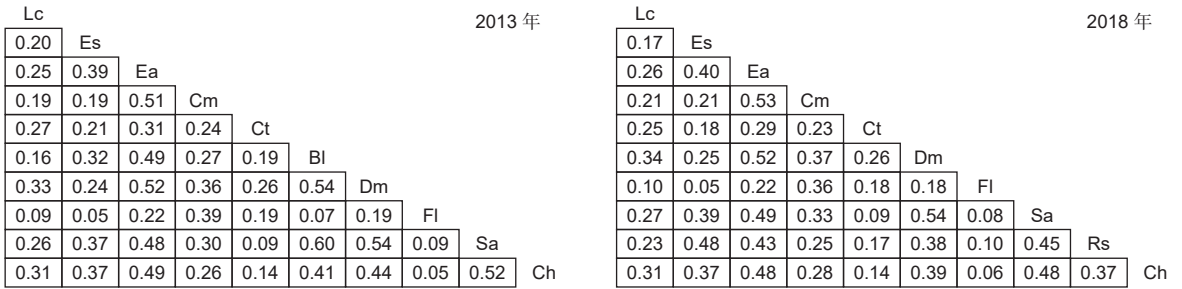


图 3 2013—2018 年优势种生态位重叠指数变化

Fig. 3 Changes in niche overlap index of dominant species from 2013 to 2018

3.3 优势种的总体联结性变化

2013 年和 2018 年的优势种总体关联系数分别为 1.59、1.88, 皆大于 1, 说明整体呈现正联结, 且正联结趋于增强。2013 年和 2018 年的 W 统计量分别为 76.16、90.17, W 统计量不在 $\chi^2_{0.95(48)}=33.10$ 和 $\chi^2_{0.05(48)}=65.17$ 范围内, 说明物种间总体联结性表现为显著正关联, 且显著正关联性逐渐增加。

3.4 优势种的种间关联性变化

优势种 χ^2 检验结果如图 4 所示, 正联结种对数大于负联结种对数, 正联结种对数随着时间推移而增加。2018 年的正联结种对数为 33 (占总对数的 73.33%), 比 2013 年增加 6.45%; 2018 年的负联结有 11 对 (占总对数的 24.44%), 比 2013 年减少 15.38%。正负比由 2013 年的 2.38 提高到 2018 年的 3.00。2013 年和 2018 年均只有 1 对呈无联结, 分别为水榆花楸-包果柯、长蕊杜鹃-光叶水青冈。2013 年有 5 对呈现显著或极显著, 占总

对数的 11.11%。水榆花楸-鹅耳枥呈极显著负联结、水榆花楸-锥栗呈极显著正联结, 锥栗-齿缘吊钟花、水榆花楸-齿缘吊钟均呈显著正联结, 水榆花楸-光叶水青冈呈显著负联结。2018 年显著或极显著种对数比 2013 年减少 1 对, 且不存在显著或极显著负联结; 光叶水青冈-鹅耳枥、长蕊杜鹃-齿缘吊钟花呈极显著正联结, 锥栗-水榆花楸、长蕊杜鹃-锥栗呈显著正联结。五年间, 水榆花楸与越来越多物种(翅椋、鹅耳枥、亮叶桦)呈现负联结, 交让木与所有物种皆为正联结, 翅椋仅与水榆花楸呈负联结。亮叶桦与包果柯、齿缘吊钟花、鹅耳枥、光叶水青冈、水榆花楸呈负联结, 长蕊杜鹃与包果柯、齿缘吊钟花、翅椋、交让木、水榆花楸、锥栗呈正联结。

由联结系数结果可知(见图 5), 当联结系数 ≥ 0.6 , 两次调查均有 10 种对呈很强正联结。两次调查均显示翅椋-多脉青冈、翅椋-鹅耳枥、翅椋-交让木、翅椋-光叶水青冈、交让木-锥栗的联系系

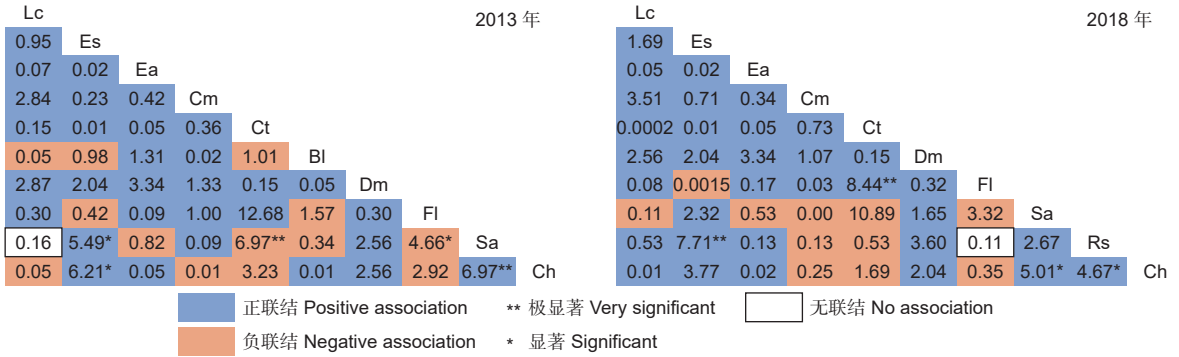


图 4 2013—2018 年优势种的 χ^2 检验半矩阵图

Fig. 4 Semi-matrix of χ^2 test for dominant species from 2013 to 2018

数为 1, 且随着时间推移而联结系数为 1 的种对数增多 (2018 年达 9 对)。当 $0.2 \leq$ 联系系数 < 0.6 时, 种间关系表现为正联结, 但联系较弱; 相比于 2013 年, 2018 年新增 3 对 (长蕊杜鹃-齿缘吊钟花、长蕊杜鹃-水榆花楸、长蕊杜鹃-锥栗) 的联结系数在 $[0.2, 0.6)$ 之间, 占总对数的 22.22%。2013 年和 2018 年分别有 19 对、17 对种间联结系数位于 $(-0.2, 0.2)$ 之间, 分别占总种对数的 42.22%、37.78%; 随着群落发展, 关系极弱

甚至相互独立的种对数趋向减少。当联系系数 ≤ -0.6 时, 种间关系存在很强负联结; 2013 年有 5 对 (亮叶桦-齿缘吊钟花、水榆花楸-翅柃、水榆花楸-鹅耳枥、水榆花楸-亮叶桦、水榆花楸-光叶水青冈), 而 2018 年仅剩 2 对 (水榆花楸-翅柃、水榆花楸-鹅耳枥)。2018 年联系系数在 $(-0.6, -0.2]$ 的种对数为 6 对, 比 2013 年增加 50%, 五年间呈现负联结、但联结性较弱的种对数随群落发展呈增加趋势。

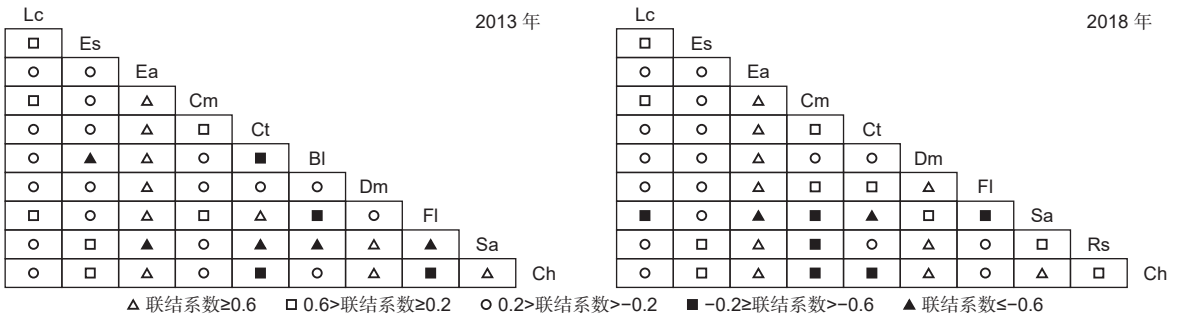


图 5 2013—2018 年优势种的联结系数半矩阵图

Fig. 5 Semi-matrix diagram of association coefficient of dominant species from 2013 to 2018

优势种的 Jaccard 指数结果见图 6。当 Jaccard 指数 ≥ 0.6 , 两物种间存在较强联结性, 两者同时出现的概率较大; 2013 年有 19 对, 占总种对数 42.22%, 2018 年比 2013 年减少 15.79%。2018 年、2013 年分别为 2 对 (翅柃-交让木、交让木-水榆花楸)、5 对 (翅柃-交让木、翅柃-亮叶桦、翅柃-水榆花楸、交让木-亮叶桦、交让木-水榆花楸) 的 Jaccard 指数均高于 0.8, 翅柃-交让木均达最大值。当 $0.6 >$ Jaccard 指数 ≥ 0.2 时, 物种之间存在较弱联结性, 共同出现几率较低。2018 年有 29 对的种间联结性较弱, 占种对数的 64.44%, 比 2013 年增加 16.00%。2013—2018 年间, 鹅耳

枥与所有物种的 Jaccard 指数均在 $[0.2, 0.6)$ 之间, 种间联结较弱; 水榆花楸、交让木与其他大部分物种的 Jaccard 指数高于或等于 0.6, 种间联结性较强。亮叶桦与翅柃、多脉青冈、交让木、水榆花楸的 Jaccard 指数高于 0.6, 长蕊杜鹃与齿缘吊钟花、翅柃、交让木、水榆花楸的 Jaccard 指数高于 0.6。只有 2013 年锥栗-光叶水青冈的 Jaccard 指数小于 0.2, 物种间联结性极弱, 而 2018 年时其 Jaccard 指数达 0.2。

3.5 优势种的种间相关性变化

Spearman 相关系数结果表明 (图 7), 2013 年和 2018 年的正相关对数均大于负相关对数, 显

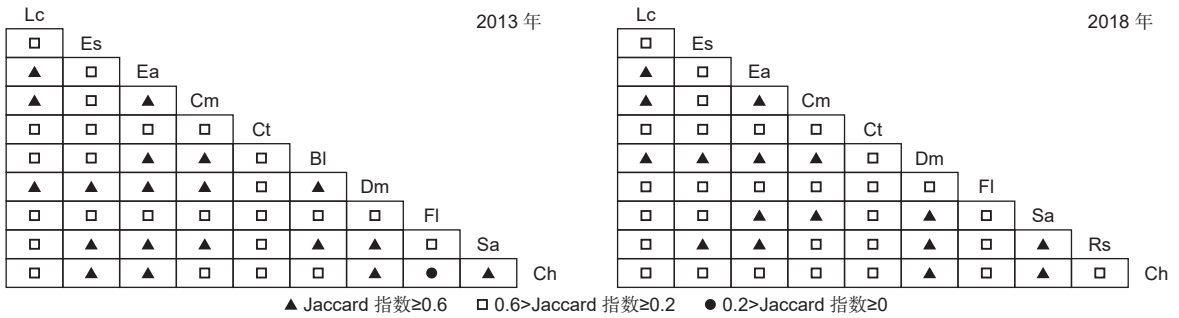


图 6 2013—2018 年优势种的 Jaccard 指数半矩阵图

Fig. 6 Semi-matrix diagram of Jaccard index of dominant species from 2013 to 2018

著或极显著正相关对数高于显著或极显著负相关对数。2018 年的正相关对数为 29 对 (占总种对数的 64.44%)，2018 年比 2013 年增加 3.57%。正负比值由 2013 年的 1.75 上升到 2018 年的 1.93。2013 年负相关对数为 16 对，2018 年比 2013 年减少 1 对。2013 年时水榆花楸-翅椴为无相关、交让木-包果柯呈正相关 (0.06)，而 2018 年时分别表现为正相关 (0.03)、无相关。2018 年的显著或极显著相关对数 (14 对) 比 2013 年 (16 对) 减少 12.50%。2013 年 4 对呈极显著正相关 (光

叶水青冈-鹅耳枥、光叶水青冈-多脉青冈、锥栗-齿缘吊钟花、锥栗-水榆花楸)，而 2018 年有 6 对 (锥栗-齿缘吊钟花、锥栗-长蕊杜鹃、长蕊杜鹃-齿缘吊钟花、长蕊杜鹃-水榆花楸、水榆花楸-交让木、光叶水青冈-多脉青冈)。2018 年显著或极显著负相关对数分别比 2013 年减少 80% 和 50%。两次调查中，水榆花楸-鹅耳枥呈极显著负相关，水榆花楸-光叶水青冈呈显著负相关。亮叶桦与包果柯、多脉青冈、鹅耳枥、光叶水青冈呈负相关，长蕊杜鹃与多脉青冈、鹅耳枥、光叶水青冈呈负相关。

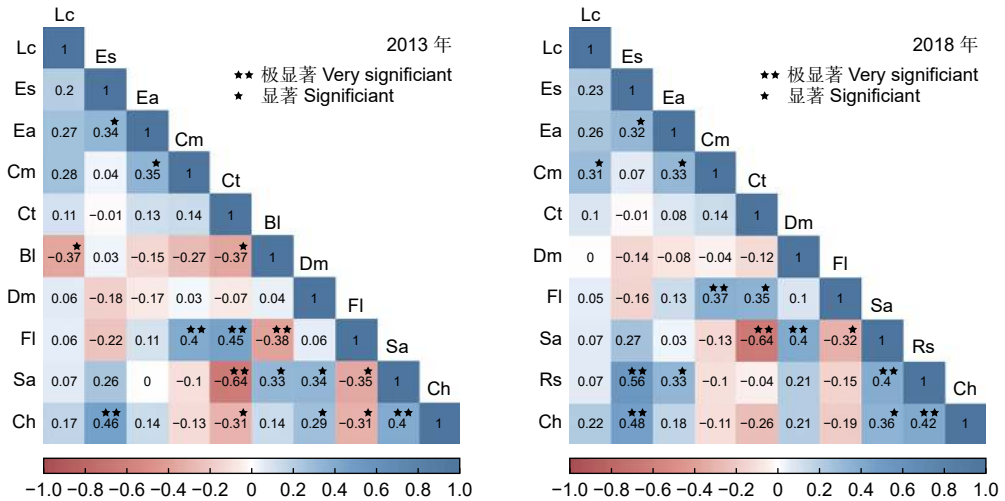


图 7 2013—2018 年优势种的 Spearman 相关系数及显著性

Fig. 7 Correlation coefficients and significance of Spearman of dominant species from 2013 to 2018

4 讨论

4.1 优势种的生态位动态变化

物种组成是反映群落基本特征的重要指标之一。2013—2018 年间星斗山国家级自然保护区天然次生林总体物种组成变化较小，物种株数和科属种数都减少。物种组成变化与群落演替状态、受干扰情况、调查时期间隔及群落偶见种等有关^[27]。由

于本研究区位于自然保护区核心区，因此森林很少受人为干扰、呈自然更替状态；加之调查间隔期为 5 年，群落总体动态变化有限。研究发现死亡个体以阳性落叶树种偏多，且多为较小径阶的灌木、亚乔木，可能因为伴随群落发展，森林结构逐渐复杂、郁闭度较高，导致生长力较弱小的阳性树种缺乏充足阳光和空间资源、逐步自然死亡。这与罗西^[13] 研究结果相似。物种重要值能体现物种在群

落中的地位和作用,判断物种的优势度^[28]。重要值排名前 10 名的物种组成差异较小,仅有 1 个物种发生变化,这表明短期间内群落不会发生明显剧烈变化^[29]。长蕊杜鹃作为 2018 年新增的物种重要值排名前十名的物种(第 5),亮叶桦却未进 2018 年前十名。可能因为群落演替后生物多样性组成逐渐丰富、群落结构日益复杂和物种间竞争日趋激烈,导致喜阳性树种亮叶桦在生长、更新、竞争中处于相对劣势地位;然而,郁闭度程度较高的林分条件有利于喜阴植物长蕊杜鹃生存和更新。2013 年和 2018 年水榆花楸的物种重要值均最高,相对显著度均排名第 1,相对密度排名前 4,但相对频度排名第 6、第 7,2018 年重要值呈轻微下降。这说明水榆花楸占据绝对优势地位^[30],侧面反映水榆花楸为集群分布物种,且集群分布地还有其他优势物种存在。研究发现,仅翅椴、交让木、长蕊杜鹃的重要值呈小幅度上升,其它优势种的重要值呈不同程度降低,表明星斗山天然次生林中大部分优势物种间倾向均衡制约。另外,胡晓燕等^[31]、姚兰等^[16]、陈斯等^[30]研究显示星斗山国家级自然保护区的主要优势种为交让木、多脉青冈、光叶水青冈、翅椴、亮叶桦、川陕鹅耳枥、鹅耳枥、包果柯、灯台树(*Cornus controversa* Hemsley)、杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)、楠木(*Phoebe zhennan* S. Lee et F. N. Wei)等,这与本研究排名前十名优势种大部分相似、小部分物种(楠木、灯台树、杉木)存在差异,可能因为本研究只选择了物种重要值超过 2% 且排名前 10 名的优势种,从而造成少量重要物种被忽略。今后,有待进一步扩大研究对象和拓宽研究期限,更全面客观反映群落演替中主要物种组成、相互关系和适应环境能力等变化规律。

生态位理论解释当前群落结构建立机制^[32]。2013—2018 年间翅椴的生态位宽度均最高,且逐渐变宽。加之翅椴重要值均排名第 2,表明翅椴占据一定优势地位,具有较强竞争力。因为翅椴属于灌木,具有较强的耐阴和抗寒能力。交让木和水榆花楸的生态位宽度位居前四,但生态位宽度随群落发展而逐渐变窄。说明这 2 个物种对星斗山自然环境的适应性较强,可利用资源幅度较广,但随生境条件改变,适宜能力有所减弱。长蕊杜鹃、多脉青冈和包果柯均属于常绿树种,其生态位宽度较窄,但生态位宽度随群落发展逐渐变宽,说明这

3 个优势种对不断变化的环境资源利用能力不断提高,也证实部分优势常绿树种生态位宽度随群落恢复呈上升趋势^[11]。随群落逐渐发展,生态位宽度下降的优势种数量是上升的优势种数量的 1.75 倍,因为生境环境改变,导致物种对资源选择有所改变,加剧相似生态位物种之间竞争^[13,33]。本研究中优势种的重要值排序与生态位宽度排序并不完全相同,这与闫东锋等^[20]的研究结果相同。锥栗物种重要值靠后(第 9 名、第 10 名),生态位宽度排名前 5,可能因物种生物学特性不同,应对环境变化的方式各异^[34],也表明星斗山国家级自然保护区天然次生林的资源未被完全充分利用。

生态位重叠指数能反映不同物种之间对资源利用的相似程度和竞争关系^[35]。该群落优势种的生态位重叠程度随群落发展呈小幅下降。可能因为随着群落演替、生境条件变化,中生性种类植物在群落中生长迅速并占据一定优势,从而排除部分竞争力较弱的树种,树种生态位进一步分化,导致总体上物种间关系缓和^[11]。生态位越宽,物种对环境的适应力越强,物种之间也存在较高的生态位重叠^[32,36]。研究发现,翅椴与其他大部分优势种的生态位重叠指数较高,以翅椴-多脉青冈、翅椴-交让木之间竞争最大。生态位宽度均最窄的光叶水青冈与其他优势种的生态位重叠程度相对较低,可能因为生态位宽度小的物种对资源需求存在差异。在两次调查中,交让木-水榆花楸的生态位重叠指数均很高(前 2 名),两者对资源竞争较大,物种生态位趋于泛化^[10]。另外,亮叶桦与水榆花楸、交让木、锥栗、翅椴、齿缘吊钟花、多脉青冈的生态位重叠指数较高、生态习性相似,竞争激烈。大多数种对数的生态位重叠指数在 0.2 和 0.5 之间,且种对数随着群落演替发展呈现上升趋势,说明大部分物种对生境需求具有一定相似性、互补性。

4.2 优势种的种间联结动态变化

总体联结性揭示群落演替阶段、群落结构和物种组成的稳定性^[36-37]。当群落趋向于顶级演替时,群落越趋向于正联结,群落结构也越完整,且物种间充分利用资源环境,相互促进生长^[38-39]。2013—2018 年星斗山国家级自然保护区天然次生林优势种的总体联结性均呈现出显著正关联,且显著正关联性逐渐增加。同时,正联结种对数大于负联结种对数,且正联结种对数随群落演替而增加,侧面反映出该

群落物种间的生态习性相似,对生境资源需求具有互补性。

本研究综合采用 χ^2 检验、联结系数和 Jaccard 指数判定群落种对联结性,以更准确阐明物种间的关联程度^[40]。2013—2018 年间优势种的 χ^2 检验、联结系数和 Jaccard 指数基本一致:正联结种对数大于负联结种对数,不显著联结种对数也占有重要比例,且正负比随群落演替而逐渐增加。这表明星斗山国家级自然保护区天然次生林处于自然演替的早期至中期阶段,种间联结松散、不紧密^[10]。翅柃-交让木一直表现为很强正联结,因为它们均耐阴、抗寒,属于灌木或小乔木。亮叶桦与水榆花楸、齿缘吊钟花等 5 个物种的 χ^2 检验结果为负联结,与齿缘吊钟花、水榆花楸的联结系数均小于 -0.6,与水榆花楸等 4 物种的 Jaccard 指数较高。这说明亮叶桦与齿缘吊钟花、水榆花楸等是竞争或互斥关系,与其他正联结物种(翅柃等)可能为互利或为无害关系。可能因为亮叶桦与齿缘吊钟花、水榆花楸等物种对环境资源的需求相近,故因争夺生存资源而互斥,从而在一定程度上解释了第二次调查时亮叶桦物种重要值未属于前十名的原因。 χ^2 检验结果显示,长蕊杜鹃与翅柃、交让木等 6 物种呈现正联结,与齿缘吊钟花、锥栗呈极显著或显著正联结;长蕊杜鹃与翅柃、交让木的联结系数达到 1,与齿缘吊钟花、翅柃、交让木等 4 物种的 Jaccard 指数大于等于 0.6。这说明长蕊杜鹃与齿缘吊钟花、翅柃、交让木等多数物种存在较强的互利互助关系。

Spearman 秩相关系数能更灵敏、准确反映群落中物种间关联程度^[2],能弥补 χ^2 检验值的不足^[24]。Spearman 结果与 χ^2 检验、联结系数、Jaccard 指数和总体关联性结果基本类似,这些指标优势互补、共同反映出星斗山国家级自然保护区天然次生林的真实现状。鉴于计算多个种间联结指标的内容繁杂、结果相似,建议今后加入综合性方法(如赋权重等)进行研究,以更直观、清晰地呈现主要物种的种间关系。水榆花楸-翅柃由 2013 年的无相关转变为 2018 年的正相关;交让木-包果柯却由正相关转变为无相关。这说明植物种间关联性不仅与自身生物学特性密切相关,还受生存环境等多种因素(地形、土壤、海拔、坡度、光照、水分、温度等)的影响^[2]。鹅耳枥-水榆花楸的负相关程度最强,因为两者属于落叶乔木,喜光,耐阴,耐寒,

耐干旱瘠薄,生物学特性相似;它们因竞争有限资源而相互排斥,也反映了物种间的生态位分离^[41]。

5 结论

2013—2018 年星斗山国家级自然保护区天然次生林总体物种组成变化较小,多数优势种的物种重要值随群落发展而降低。两次固定样地调查期内大部分物种对资源利用能力随群落发展呈下降趋势、生态位宽度随群落发展逐渐变窄,多数物种对生境需求具有一定相似性、互补性;随群落发展,总体联结性呈现越来越强的显著正关联,正相关对数和正负比值呈小幅度增加,负相关对数逐渐减少,不显著联结对数占有重要比例;水榆花楸和翅柃优势显著、竞争力极强,它们与越来越多物种呈现出较强负联结或正联结。总体上,种间联结松散、不紧密,群落处于自然演替的早期至中期阶段。建议及时关注群落结构变化,注重保护环境特化物种与珍稀物种资源,防止优势种扩张导致群落特有种减少。此外,环境因子对植物生长和物种间关系具有重要影响,今后还需要进一步研究环境因子的变化(如土壤、气温等),并结合植物生理生化、遗传基因、长期动态监测等全面探讨群落演替过程中种间关系的变化规律和形成机制。

参考文献:

- [1] GRINNELL J. The niche-relationships of the California thrasher[J]. The Auk, 1917, 34(4): 427-433.
- [2] ZHANG L, SU Z Y, CHEN B G. Interspecific relationships in the forest community dominated by *Pinus kwangtungensis*, an endangered species endemic to China[J]. Frontiers of Forestry in China, 2007, 2(2): 128-135.
- [3] HURLBERT S H. The measurement of niche overlap and some relatives[J]. Ecology, 1978, 59(1): 67-77.
- [4] CHESSON P. Mechanisms of maintenance of species diversity[J]. Annual review of Ecology and Systematics, 2000, 31: 343-366.
- [5] 张东梅,赵文智,罗维成. 荒漠草原带盐碱地优势植物生态位与种间联结[J]. 生态学杂志, 2018, 37(5): 1307-1315.
- [6] ZHAO H Y, KANG X G, GUO Z Q, et al. Species interactions in spruce-fir mixed stands and implications for enrichment planting in the Changbai Mountains, China[J]. Mountain Research and Development, 2012, 32(2): 187-196.
- [7] 张盟,郑俊鸣,万佳艺,等. 福建省东门屿优势木本植物的生态位与种间联结[J]. 森林与环境学报, 2022, 42(1): 11-19.
- [8] CHAI Z, SUN C, WANG D, LIU W. Interspecific associations of

- dominant tree populations in a virgin old-growth oak forest in the Qinling Mountains, China[J]. *Botanical Studies*, 2016, 57(1): 23.
- [9] 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 等. 基础生态学(第3版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 2015: 105.
- [10] 李婷婷, 容丽, 王梦洁, 等. 黔中喀斯特次生林主要物种的生态位及种间联结性动态变化[J]. *热带亚热带植物学报*, 2021, 29(1): 9-19.
- [11] 汤景明, 艾训儒, 易梅梅, 等. 鄂西南木林子常绿落叶阔叶混交林恢复过程中优势树种生态位动态[J]. *生态学报*, 2012, 32(20): 6334-6342.
- [12] GU C L, GONG Z W, LI W Z. Niches and interspecific associations of dominant populations in three changed stages of natural secondary forests on Loess Plateau, P. R.[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 6671.
- [13] 罗西. 木林子保护区不同恢复阶段常绿落叶阔叶混交林群落结构及内部动态[D]. 恩施: 湖北民族大学, 2021.
- [14] 吴丹婷, 吴初平, 盛卫星, 等. 浙江建德楠木天然林群落种间联结动态[J]. *浙江农林大学学报*, 2021, 38(4): 671-681.
- [15] LADWIG L M, MEINERS S J. Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest[J]. *Ecology*, 2010, 91(3): 671-680.
- [16] 姚兰, 艾训儒, 吕世安, 等. 湖北星斗山天然次生林的群落类型、结构与物种多样性特征[J]. *林业科学*, 2015, 51(11): 1-7.
- [17] 吴漫玲, 朱江, 朱强, 等. 星斗山常绿落叶阔叶混交林木本植物叶功能性状及其多样性特征分析[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(9): 1678-1691.
- [18] 黄升, 吕世安, 洪建峰, 等. 湖北星斗山国家级自然保护区种子植物区系研究[J]. *植物科学学报*, 2016, 34(5): 684-694.
- [19] CONDIT R. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado island, Panama, and a comparison with other plots [M] Berlin: Springer Verlag, 1998.
- [20] 闫东锋, 张妍妍, 吕康婷, 等. 太行山南麓不同海拔梯度天然林优势树种生态位特征[J]. *生态环境学报*, 2021, 30(8): 1571-1580.
- [21] LEVINS R. Evolution in changing environments: some theoretical explorations[M]. Princeton: Princeton University Press, 1968, 12-25.
- [22] PIANKA E R. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4(1): 53-74.
- [23] SCHLUTER D. A variance test for detecting species associations with some example applications[J]. *Ecology*, 1984, 65(3): 998-1005.
- [24] 张金屯. 数量生态学(第三版)[M]. 北京: 科学出版社, 2018.
- [25] 温鑫鸿, 王其炳, 潘辉, 等. 天宝岩柳杉群落主要乔木种群的种间联结性[J]. *森林与环境学报*, 2022, 42(1): 1-10.
- [26] KADMON R, PULLIAM H R. Island biogeography: effect of geographical isolation on species composition[J]. *Ecology*, 1993, 74(4): 977-981.
- [27] CONDIT R, ASHTON P S, MANOKARAN N, et al. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1999, 354(1391): 1739-1748.
- [28] CONDIT R HUBBELL S P, FOREST R B. Short-term dynamics of a neotropical forest: change within limits[J]. *Bio Science*, 1992, 42(11): 822-828.
- [29] 张芳, 杜虎, 曾履平, 等. 喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态[J]. *生态学报*, 2019, 39(22): 8516-8525.
- [30] 陈斯, 艾训儒, 姚兰, 等. 星斗山植物群落结构及物种多样性[J]. *湖北民族学院学报(自然科学版)*, 2017, 35(1): 92-96.
- [31] 胡晓燕, 艾训儒, 桑卫国, 等. 星斗山木本植物多样性沿海拔的格局[J]. *生态科学*, 2013, 32(4): 439-446.
- [32] SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(11): 605-611.
- [33] 覃林. 统计生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2009: 84-85.
- [34] 李一凡, 刘梦芸, 甘先华, 等. 深圳市坝光湿地公园银叶树群落优势种生态位特征[J]. *生态环境学报*, 2020, 29(11): 2171-2178.
- [35] SPIES T A, FRANKLIN J F, KLOPSCH M. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the Cascade Mountains[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20(5): 649-658.
- [36] 胡正华, 钱海源, 于明坚. 古田山国家级自然保护区甜槠林优势种群生态位[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3670-3677.
- [37] JIN S S, ZHANG Y Y, ZHOU M L, et al. Interspecific association and community stability of tree species in natural secondary forests at different altitude gradients in the Southern Taihang Mountains[J]. *Forests*, 2022, 13(3): 373.
- [38] MA F F, PAN G, LI X Q, et al. Interspecific relationship and canonical correspondence analysis within woody plant communities in the karst mountains of Southwest Guangxi, southern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(6): 32-44.
- [39] Li, T T, Rong L, Wang M J, et al. Dynamic changes in niche and interspecific association of major species of Karst secondary forest in Central Guizhou[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2021, 29(1): 9-19.
- [40] 王乃江, 张文辉, 陆元昌, 等. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性[J]. *生态学报*, 2010, 30(1): 67-78.
- [41] 何友均, 崔国发, 邹大林, 等. 三江源自然保护区玛珂河林区寒温性针叶林优势灌木种间联结研究[J]. *林业科学*, 2006, 42(12): 126-129.

Dynamics in Niche and Interspecific Association of Dominant Species in Natural Secondary Forest of Xingdou Mountain

HE Jiang^{1,3}, XU Lai-xian¹, AI Xun-ru²

(1. Research Institute of Forestry Policy and Information, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi 445000, Hubei, China; 3. College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China)

Abstract: [Objective] The evergreen-deciduous broadleaved mixed forest is a unique natural forest type in China, as the main vegetation type in the subtropical mountains. The niche and interspecific association dynamics of dominant species in typical subtropical evergreen-deciduous broadleaved mixed forest are explored to elucidate the adaptive capacity, interspecific relationships and change patterns of dominant species in short-term community development, and also to provide a theoretical basis for biological resource conservation, restoration and forest management in subtropical regions. [Method] Based on the natural secondary forest in Hubei Xingdoushan National Nature Reserve, combined with the survey and monitoring data of 48 fixed plots in 2013 and 2018, the dynamic changes of niche breadth, niche overlap index, variance ratio method, χ^2 test, association coefficient, Jaccard index and Spearman rank correlation coefficient of the top 10 dominant species (importance value greater than 2%) were analyzed. [Result] (1) There were smaller changes in species composition in 2013 and 2018, with a decrease in the number of species, families and genera. Only one of the top 10 dominant species in terms of species importance value changed. (2) The two surveys showed that the niche overlap index was mainly between 0.2 and 0.5, and the number of species pairs increased with the development of the community. With the development of the community, the niche overlap degree, niche breadth and resource utilization ability of most dominant species decreased gradually. (3) Over the past 5 years, the importance ranking and niche width ranking were not exactly the same, and community resources were not fully utilized. *Sorbus alnifolia* and *Eurya alata* have always dominated the ecological niche overlap index with other dominant species, showing a stable or increasing trend. (4) The overall association of dominant species in the two surveys was significantly positive. The results of χ^2 test, association coefficient, Jaccard index and Spearman rank correlation coefficient for the 10 dominant species in the two surveys were generally consistent. The number of positively associated species pairs was greater than that of negatively associated species pairs, and the number of extremely significant or significantly positively associated species pairs was greater than that of extremely significant or significantly negatively associated species pairs. The pairs of non-significant associated species also accounted for an important proportion. Moreover, with the development of the community, the significant positive correlation of the overall association gradually increased, the number of positively correlated pairs and the ratio of positive to negative correlations gradually increased, and the number of negatively correlated pairs gradually decreased. [Conclusion] The natural secondary forests in Hubei Xindushan National Nature Reserve are in the early to middle stages of natural succession, and interspecific associations are loose and not tight. Among them, *S. alnifolia* and *E. alata* are highly competitive, and the evergreen species of *Rhododendron stamineum*, *Quercus multinervis* and *Lithocarpus cleistocarpus* are increasing their ability to utilize environmental resources.

Keywords: the evergreen-deciduous broadleaved mixed forest; Xingdoushan National Nature Reserve; Southwestern Hubei; important value; niche; interspecific association; secondary forest; dynamics